

# Topográfiai és topológiai kényszerek evolúciós és ökológiai rendszerekben

## Az OTKA T-37726 pályázat zárójelentése

Témavezető: Czárán Tamás  
MTA-ELTE Ökológiai és Elméleti Biológiai Kutatócsoport

Pályázatunkban vállalt és kidolgozott témáink, valamint az ezekben született publikációink 6 nagyobb elméleti témakör köré csoportosíthatók. Az egyes témák tovább osztályozhatók elsősorban evolúcióbiológiai (I.), ill. elsősorban ökológiai (II.) tárgyúakra. Alább a kidolgozott témakörök szerinti csoportosításban tárgyaljuk ezeket. A témakörök címeiként az eredeti pályázat összefoglalásában szereplő feladatmegjelöléseket használjuk a vállalt és a teljesített feladatok könnyebb összevethetősége érdekében. Az egyes fejezetek végén az adott témakörben a pályázat számának feltüntetésével megjelent publikációkat soroljuk fel.

## *I. Evolúcióbiológiai problémák*

*I.1. A szexuális szaporodás egyik jellegzetessége, hogy párosodási típusok alakulnak ki. Vajon milyen szelekciós mechanizmusok hatására jelennek meg a típusok? E kérdésre, a korábbi elképzelésekkel ellentétben, egy alapvetően ökológiai megközelítést alkalmazunk, ahol a térbeli kényszereknek jelentős szerepe van.*

A szex evolúciójának kérdése két, egymással szorosan összefüggő, de módszertani szempontból jól szeparálható problémakörre osztható. Az elsődleges probléma a szex, vagyis a genetikai rekombináció kialakulásának miertje: Milyen evolúciós hajtóerő okozhatja, hogy gyakorlatilag minden faj szaporodik ivaroson, és sok olyan (elsősorban állat-) faj van, amely máshogy nem is szaporodik? A fenti kérdésre adott választól szinte függetlenül feltehető viszont az a kérdés is, hogy ha már létezik ivaros szaporodás, akkor miért éppen két párosodási típus (két nem, pontosabban: kétféle ivarsejt) alakult ki majdnem minden esetben, amelyek csak egymással képesek utódokat létrehozni?

Sejtautomata modell alkalmazásával, ill. a sejtautomata és annak nem-térbeli (mean-field) közelítésének összehasonlításával megmutattuk, hogy egy hipotetikus „primitív”, egyetlen pánszexuális populációból álló fajban evolúciós előnyt élveznek azok a mutánsok, amelyek saját típusukkal nem, csak a pánszexuális szülőpopulációval, ill. egy másik párosodási típust képező, de minden egyéb szempontból az első mutáns típushoz hasonló mutánssal hajlandók párosodni. A mean-field közelítésben a három típus szinte minden paraméter-kombinációban koegzisztens, a térbeli (sejtautomata) modellben viszont a paraméterter széles (és biológiailag releváns) tartományában kompetíciós hátrányba kerül a pánszexuális típus a két valódi párosodási típussal szemben, és végül teljesen kiszorul a közös habitatból. Ily módon igazoltuk, hogy a két párosodási típusban megjelenő populációk térben explicit rendszerben ökológiai (és így evolúciós) előnyt élveznek az ősi, pánszexuális változatokkal szemben, ami a kétféle gamétával történő szexuális szaporodás elterjedtségének egy evolúciós ökológiai magyarázatát teszi lehetővé.

## **Megjelent publikáció:**

Czárán, T. And Hoekstra, R.F. (2004) The Evolution of Sexual Asymmetry. *BMC Evolutionary Biology* 2004 4:34.

### ***I.2. A korai evolúciós problémák között néhány olyan nagy átmenetet vizsgálunk melyek új, általában komplexebb struktúrák kialakulásához vezetnek. Az Eigen paradoxon feloldását, a parabolikus replikátorok együttélésének feltételeit ill. a protosejtek kialakulását kívánjuk tanulmányozni az egyedközpontú térben explicit modellezés segítségével.***

Az élet keletkezésének kutatásában az egyik legnehezebb probléma a genetikai anyagot megbízhatóan sokszorozó replikáz enzimfunkció kialakulásának kérdése. A rejtvény legvalószínűbb megoldása az, hogy az enzimfunkciót kezdetben maga a replikálandó genetikai anyag (RNS-szerű makromolekula) látta el, és erre a funkcióra valamely, véletlenül éppen pre-adaptált szekvencia fokozatosan, adaptív mutációs lépések sorozatán át tett szert. Megmutattuk, hogy a replikáz-funkció „öngerjesztő” (ún. „bootstrap”) evolúciós mechanizmusa csak akkor lehetséges, ha az egymást replikáló molekulák nagy valószínűséggel azonosak, amit a legegyszerűbben a térbeli keveredés korlátozásával lehet megvalósítani. Korlátlan keveredést feltételező ODE modellben a replikáz-funkció evolúciója lehetetlen, mert „parazita” (a replikáz segítségét kihasználó, de azt nem viszonzó) szekvenciák teszik tönkre a replikátor-populációt. Kölcsönös replikációs segítség révén megvalósuló adaptáció következik viszont be az ODE modell térben diszkrét sejtautomata megfelelőjében, amennyiben a diffúziós mozgás (ezáltal a parazita szekvenciák térbeli terjedése) korlátozott.

Az Eigen-paradoxon egyik lehetséges megoldása, ha valamilyen mechanizmus a replikátorok együttélését biztosítja. Korábbi publikációk alapján ismert, hogy a metabolikusan kapcsolt replikátorok együttélése felületi kémia esetén megvalósulhat. Most azt vizsgáltuk meg, hogy metabolikusan kapcsolt replikátorok együttélése lehetséges-e nyitott kaotikus áramlásokban. Az ilyen típusú áramlások legfontosabb tulajdonságai a következők: a keveredés erős de nem tökéletes, továbbá a sodródó részecskék egy fraktál mentén mozognak. Ennek alapján várható volt, hogy a jól-kevert rendszerekkel ellentétben ilyen esetben is megvalósul a metabolikusan kapcsolt replikátorok együttélése. Numerikus szimulációink egyértelműen igazolták ezt a várakozásunkat. A nyitott kaotikus áramlások a felületen zajló kémiai folyamatokhoz hasonlóan eredményezhetik a versengő replikátorok együttélését és így a tárolható információ mennyiségének növelését.

A korai evolúciós kutatásaink során felhalmozódott ismeretek és új eredmények alapján átfogó szemle jellegű cikket írtunk. Ebben a tanulmányban összefoglaljuk a felületi kémiára és a kaotikus áramlásokra alapozó modelleket, melyek alapján az első replikátorok megjelenésétől az első protosejtek kialakulásáig terjedően egy konzervens korai evolúciós menetrendre teszünk javaslatot.

## **Megjelent publikációk:**

Szabó, P., Scheuring, I., Czárán, T. and Szathmáry, E. (2002) In silico simulations reveal that replicators with limited dispersal evolve towards higher efficiency and fidelity. *Nature* 420: 340-343.

Károlyi, G., Scheuring, I. & Czárán, T. (2002). Metabolic network dynamics in open chaotic flow. *Chaos* **12**, 460-469.

Scheuring, I., Czárán, T., Szabó, P., Károlyi, G. and Toroczka, Z. (2003) Spatial models of prebiotic evolution: soup before pizza? *Orig. Life. Evol. Bio.* **33**:319-355.

### ***I.3. A harmadik téma az evolúcióbiológiai és az ökológiai kutatások határterületén helyezkedik el. Egy metapopulációs modellcsaládban kívánjuk a denzitásfüggő diszperzió, ill. kooperatív startégiák evolúcióját vizsgálni szimulációs módszerekkel.***

Michael Doebeli és Nancy Knowlton [Doebeli and Knowlton 1998. PNAS 95, 8676-8680] korábban bevezettek egy matematikai modellt a mutualizmus evolúciójának tanulmányozására. Ebben a modellben az egyedek nyereségét a társ befektetésének mértéke a költséget pedig a saját befektetés határozza meg. A befektetés mértékének evolúcióját vizsgálták. Numerikus szimulációk segítségével arra következtetésre jutottak, hogy jólkevert populációk esetén a mutualizmus (magas befektetés) nem alakul ki, ill. evolúciósan instabil, míg strukturált populációk esetén a mutualizmus kialakulása jellemző. Matematikai módszerekkel sikerült kimutatni, hogy a mutualizmus megjelenése a jólkevert modellben valóban rendkívül valószínűtlen, a modell paramétereinek csak nagyon szűk és biológiailag nem releváns tartományában lehetséges. Az eredmény azért is meglepő, mert a fajon belüli kooperáció ily módon jólkevert rendszerben is kialakul.

Egy másik munkában vizsgáltuk azt is, hogy a Doebeli, Knowlton modell hogyan viselkedik térben heterogén környezetben. Olyan élőhelyeket modelleztünk, ahol egyes foltokban a mutualizmus költségesebb, mint a többi helyen. Az intuícióval ellentétben az ilyen gyenge minőségű élőhelyek jelentősen megnövelték a mutualizmus kialakulásának az esélyét a térben strukturált modellben. Továbbá a heterogén élőhelyen úgy marad fenn a mutualista kapcsolat, hogy a rossz élőhely foltokban az egyedeket folyamatosan kizsákmányolják a partnerek. E jelenségek kvalitatív magyarázatát is sikerült megadnunk, melynek lényege, hogy a az élőhely heterogenitása megakadályozza, hogy az önző fenotípusok szabadon terjedjenek a populációban.

Az evolúciós játékelmélet új iránya véges populációméretű játékok dinamikájának elemzése.  $2 \times 2$ -es mátrix-játékok sztochasztikus dinamikáját vizsgálva megmutattuk, hogy az egyes stratégiák fixációs idejének várható értéke azonos mindkét stratégiára. Ebben a modellben megadtuk nagy populációméret határesetben a fixációs valószínűségeket és a fixációs időt is.

### ***Megjelent, ill. megjelenés alatt álló publikációk:***

Boza G. & Scheuring I. (2004) Environmental heterogeneity and the evolution of mutualism. *Ecol. Comp.* **1**: 329-339.

Scheuring I. (2005) The iterated continuous prisoner's dilemma game cannot explain the evolution of interspecific mutualism in unstructured populations. *J. of Theor. Biol.* **232**: 99-104.

Antal T. & Scheuring I. (2006) Fixation of strategies for an evolutionary game in finite populations. *Bull. Math. Biol.* (in press)

## ***II. Elméleti ökológiai problémák***

## **II.1. Azt kívánjuk vizsgálni, hogy a mozaikos, erősen zajos élőhelyeken élő populációk idősorainak milyen statisztikai tulajdonságai vannak. Hogyan viselkednek az elterjedésük határán élő populációk? Metapopulációs modellek szimulációs vizsgálatait tervezzük.**

A matematikai analízis hagyományaira alapozva a populációdinamikai modellek az egyedszámokat mint folytonos változókat vizsgálja. Az utóbbi időben felvetődött, hogy ez a közelítés, különösen erősen nemlineáris determinisztikus rendszerekben nem jogos. Egy kritikai jellegű cikkben rámutattunk arra, hogy az erősen nemlineáris determinisztikus diszkrét változós rendszerek viselkedése erősen függ a kezdeti értéktől és az ilyen rendszerek a diszkrétizálás finomításával sem közelítik a folytonos változós kaotikus modelleket. Ezek után részletesen megvizsgáltuk, hogy a populációkat érő környezeti ill. demográfiai zaj hogyan változtatja meg a diszkrét állapotú rendszerek viselkedését. Kimutattuk, hogy elegendően erős zaj esetén a diszkrét és a folytonos zajos rendszerek azonos módon viselkednek. Egy kellően feldolgozott laboratóriumi adatsor alapján sejthető, hogy a diszkrét zajos rendszerek általában helyettesíthetők folytonos zajos modellekkel.

A közismert Nicholson-Bailey gazda-parazita modellt általánosítva megvizsgáltuk, hogy több, eddig külön-külön tanulmányozott stabilizáló tényezőnek milyen a stabilizáló hatása. Átfogó szimulációs tanulmányaink alapján megállapítható volt, hogy a gazda populáció erős denzitásfüggő szaporodása és a parazita ritka fakultatív szexuális szaporodása kedvez a leginkább a parazita fennmaradásának.

A terepökológusok az egyes fajok vagy közösségek tömegességét gyakran a borítottság becslésével állapítják meg. A becslési eljárás egy nem nyilvánvaló kérdése, hogy milyen pontossággal és milyen felosztási szabály szerint határozzuk meg az egyes borítottsági kategóriákat. Kísérleti alanyaink számítógépen előállított mesterséges mintázatokon becsültek borítottsági mértéket. E kísérletek alapján egyértelműen kimutuk, hogy amennyiben a borítottságot egyformán osztjuk fel, akkor a legkisebb becslési hibát a tíz kategóriás felosztás okoz (Hahn és Scheuring közlésre benyújtva).

A populációdinamikai modellek a populáció denzitásokat általában folytonos változó mennyiségeknek fogják fel. Mivel az egyedek diszkrét egységek, a folytonos leírás csak közelítése a valóságnak. Csak az utóbbi időben figyeltek fel arra, részben a mi munkánknak köszönhetően, hogy ez a folytonos közelítés erősen nemlineáris populációkban, nem túl nagy környezet és/vagy demográfiai zaj esetén nem alkalmazható.

Korábbi vizsgálatainkat folytatva erősen nemlineáris *Tribolium castaneum* adatsorokat elemeztük, egy általunk kifejlesztett új adatelemzési eljárás segítségével. Az eljárás legfontosabb újítása, hogy a *Tribolium castaneum* populációdinamikai modelljének az úgynevezett determinisztikus vázából, meghatározhatók azok a populációs ciklusok, melyek az adott becsült paraméterek mellett előfordulhatnak. Megmutattuk, hogy ezen ciklusok között vannak a zavarásokra érzékenyek és vannak köztük a zavarásokkal szemben érzéketlenek is. Ezen ciklusokat kerestük a rendelkezésre álló környezeti és demográfiai zajjal perturbált adatsorokban. Egyértelműen sikerült megmutatni, hogy szignifikánsan a zavarásokra érzéketlen ciklusok találhatóak meg mind a három rendelkezésre álló adatsorban.

Korábban már alaposan tanulmányoztuk a nyitott kaotikus áramlásokban zajló kompetíció dinamikai jellemvonásait. Ezen munkákban megmutattuk, hogy az ilyen élőhelyeken a szabadon úszó kompetítorok (pl. fitoplankton) együttélése tipikus jelenség. Ezen vizsgálataink elsősorban numerikus szimulációkat jelentettek. Legújabb munkánknak sikerült a numerikus szimulációk eredményeit analitikus eredményekkel is megerősíteni. A folyamatot egy teljesen új típusú populáció dinamikai modell írja le, melynek oka, hogy a kompetícióban lévő

egyedek egy fraktál mentén mozognak.

Megvizsgáltuk, hogy a diszkrét állapotú populáció dinamikai modellek ciklikus viselkedése milyen jellegzetességeket mutat. Megmutattuk, hogy olyan modellekben, melyek a diszkretizáció mértékére érzékenyek, a ciklusok között vannak a strukturális és paraméter perturbációkra robusztus és érzékeny ciklusok. Laboratóriumi *Tribolium castaneum* adatsorok újraértékelésével kimutattuk, hogy az adatsorokban csak az általunk robusztusnak talált ciklusok vannak jelen szignifikánsan.

### ***Megjelent, ill. megjelenés alatt álló publikációk:***

- Domokos, G & Scheuring I. (2004) Discrete and continuous state population models in a noisy world. *J. of Theor. Biol.* 227: 535-545.
- Flatt, T & Scheuring I. (2004) Stabilizing Factors Interact In Promoting Host-Parasite Coexistence. *J. of Theor. Biol.* 228: 241-249.
- Domokos, G. & Scheuring I. (2002) Random perturbations and lattice effects in chaotic population dynamics. *Science* 297: 2163- (Technical comment)
- Hahn, I & Scheuring, I. (2003) The effect of measurement scales on estimating vegetation cover: a computer-assisted experiment. *Commun. Ecol.* 4: 29-33.
- Scheuring I. & Domokos G. (2005) Sturdy cycles in the chaotic *Tribolium castaneum* data series. *Theor. Popul. Biol.* 67: 127-139.
- Scheuring, I., Károlyi, G., Toroczka, Z., Tél, T. & Péntek, Á. (2003) Competing populations in flows with chaotic mixing *Theor. Popul. Biol.* 63: 77-90.
- Károlyi G., Neufeld Z. & Scheuring I. (2005) Rock-scissors-paper game in chaotic flow: The effect of dispersion on the cyclic competition of microorganisms. *J. of Theor. Biol.* 236: 12-20

### ***II.2. A mikrobiális közösségek hihetetlen mértékű biodiverzitást képesek produkálni rendkívül kis habitatokon belül, annak ellenére, hogy a különböző törzsek toxinokkal mérgezik egymást. Térben explicit modellek segítségével meg kívánjuk mutatni, hogy a mikrobiális közösségek diverzitását egy ciklikus kompetíciós hierarchia okozhatja.***

A baktériumközösségek egyik fontos, bár első látásra paradoxnak tűnő diverzitás-fenntartó mechanizmusa lehet a bakteriocin-termelés révén megvalósuló ciklikus interferencia-kompetíció. Egy térben explicit játékelméleti modell segítségével megmutattuk, hogy a toxintermelő, a rezisztens, illetve a toxindra érzékeny törzsek közötti kölcsönhatások akkor is koegzisztenciára vezetnek, ha valamely baktérium-közösség egyes törzsei különféle bakteriocinek sokaságát termelik, feltéve, hogy a toxikus kölcsönhatás lokális. A ciklikus interferencia-kölcsönhatások a forrás-kompetícióból adódó diverzitás-csökkentő hatást is képesek kompenzálni, így módon téve lehetővé sok törzs együttélését kevés forrás-típuson.

Térbeli metapopulációs modellel mutattuk meg, hogy lokálisan efemer élőhelyeket feltételezve a ciklikus kölcsönhatás sem szükséges feltétele az együttélésnek – a rezisztens törzs híján is koegzisztens a rendszer egésze, a gyakori lokális kihalások ellenére.

A „quorum sensing” néven az utóbbi évtizedben ismertté vált, baktériumtörzsekben belül, ill. újabban azok között is kimutatott kémiai kommunikációs mechanizmus kialakulásának evolúciós modelljeit vizsgáltuk. Célunk elsősorban a jelenség megjelenésének evolúciós magyarázata, nem egyértelmű ugyanis, hogy a kooperációhoz kötött kommunikáció valóban

hasznos az azt hordozó szervezet számára. Szimulációs modelljeink tanúsága szerint a bakteriocin-termelés (mint törzsön belüli kooperációs forma) bázisán a quorum sensing kialakulása valószínűtlen. Általánosabb kooperációs modellben is csak akkor várható megbízható kommunikációs mechanizmus kialakulása, ha a kooperáció obligát, ill. ha annak hiánya óriási fitness-hátrányt jelent. A jelenség tehát egyelőre nem magyarázható megnyugtató módon, további mechanizmusokat kell keresnünk a kialakulására.

### ***Megjelent, ill. megjelenés alatt álló publikációk:***

Czárán, T., Hoekstra, R.F. & Pagie, L. (2002). Chemical warfare between microbes promotes biodiversity. *PNAS* **99**: 786-790.

Czárán, T., Hoekstra, R.F. (2003). Killer-Sensitive coexistence in metapopulations of microorganisms. *Proc. Royal Soc. London Ser B.* **270**:1373-1378.

Czárán, T., Hoekstra, R.F. (in press). A spatial model of the evolution of quorum sensing. *J. theor. Biol.*

Czárán, T., Hoekstra, R.F. (in prep.). The puzzle of the coevolution of cooperation and quorum sensing.

### ***II.3. Támaszkodva a legújabb elméleti eredményekre, arra vagyunk kíváncsiak, hogy a gyenge kölcsönhatások stabilizálják-e a táplálékhálózatokat zajos ill. periódikus környezetben is. Ezen kívül néhány ismert hálózat topológiai és populációdinamikai jellemzését tervezzük, melynek során nagy kihalási eséllyel rendelkező kritikus pozíciókat keresünk.***

A táplálékhálózatok szerkezeti elemzésében javasolt köztes skálájú indexeket (Jordán and Scheuring, 2002) angol gazda-parazitoid (Jordán et al., 2003), magyar madár (Jávör et al., 2004, Jávör et al., 2005) illetve ír tengeri (Jordán, 2003c) közösségek vizsgálata során használtuk. Újabb, elsősorban a szociometria módszertanából gazdagodó vizsgálatok segítségével támogatjuk a kulcsfajok kutatásának eszköztárát (Jordán et al., 2006) illetve az egyes indexek különböző hálózattípusokra való érzékenységét (Vasas and Jordán, under revision). Ezek a területeken egyelőre csak benyújtott vagy közvetlen benyújtás előtt álló kéziratok is vannak. Az egyes tengeri rendszerek (darázsderék-ökoszisztémák) szerkezetének megértésére irányuló kutatások (Jordán et al. 2005) kiterjesztéseként megpróbáltuk értelmezni a túlhaláztat és a veszélyes algavirágzások közötti elvileg lehetséges kapcsolat szerkezeti hátterét (Jordán, in press) és ezen tengerökológiai kutatásokat magyar nyelven is bemutattuk (Jordán 2005). Kutatásainkat folytattuk a szerkezet és dinamika összefüggésének vizsgálata terén is (Jordán et al., 2003). A táplálékhálózatok szerkezeti elemzésével kapcsolatos eredmények szemlecek formájában is közlésre kerültek, részben magyar nyelven is (Jordán, 2003b, Báldi és Jodán, 2004, Jordán and Scheuring, 2004). Tájökológiai irányú kutatásaink élőhelyhálózatok kritikus elemeinek (élőhelyfoltok illetve ökológiai folyosók) meghatározására irányultak (Jordán, 2003a, Jordán et al., 2004, Jordán, nyomdában). Itt lépéseket tettünk egy metaközösségi dinamikai modell kidolgozása felé.

A táplálékhálózatok szerkezetének és dinamikájának kapcsolatával foglalkozó kutatásaink két vonalat követtek. Egyrészt hipotetikus hálózatok vizsgálatával foglalkoztunk; itt arra kerestünk választ, hogyan függ össze kis méretű nyelvhálózatok megbízhatósága és perzisztenciája – különböző dinamikai paraméterek függvényében. A megbízhatóság olyan strukturális tulajdonság, mely azt fejezi ki, vajon egy adott (állat)faj és a termelők közötti energiaáramlás mekkora eséllyel szakad meg, ha  $p$  valószínűséggel kieshetnek a táplálékhálózat élei. A perzisztencia azt mutatja, milyen eséllyel kerül a modell-közösség bármely fajának denzitása egy  $d$  küszöbszint alá  $t$  idő alatt. Ezen lokális kihalások esélye

természetesen függ a táplálékhálózat szerkezetétől, emellett pedig a szimulált dinamika paramétereitől. Megvizsgáltuk a Lotka-Volterra dinamikával leírt, valamint a switchinget is lehetővé tevő Holling II-funkcionális válasz szerint leírt rendszerek perzisztencia – megbízhatóság összefüggéseit. Legérdekesebb eredményeink azt mutatják, hogy a megbízható energiaáramlást lehetővé architektúra előnyeik akkor lehet igazán kihasználni, ha a switching lehetővé teszi a trofikus kapcsolatok rugalmas átrendeződését.

Másrészt pedig reális, tehát terepen leírt táplálékhálózatok szerkezetét vizsgáltuk. Itt a seprűzanóttal táplálkozó élőlényeknek egy angliai réten leírt táplálékhálózata kapcsán felvázoltuk a túlzottan lokális illetve túlzottan globális jellegű közösségi ökológiai látásmód gyengéit, valamint a közbülső skálán való gondolkodás erőnyeit, konstruktív kritikával illettünk egy amúgy nagyszerű dolgozatot, és a nagy méretű hálózatok esetében megkerülhetetlennek látszó topológiai megközelítésre is felhívtuk a figyelmet. Ezzel összefüggésben megpróbáltunk lépéseket tenni afelé, hogy az indirekt táplálkozási fajkölsönhatások effektív hosszának valamilyen számszerűsíthető meghatározása körvonalazódjon, módszereinket angol fákon élő levélaknázó molyok és hártvány szárnyú parazitoidjaik kapcsolatrendszerén illusztráltuk. A táplálékhálózatok kutatása a sok módszertani és elméleti vita miatt általában nem túl operatív, alig alkalmazható, és csak nagyon ritkán prediktív. A fő problémákat egy áttekintő cikkben foglaltuk össze, és a potenciális természetvédelmi alkalmazások számára talán leginkább felhasználható hálózati indexek közül a trofikus magassággal kapcsolatban végeztünk vizsgálatokat, melyek során a Juliannamajorban élő feketerigók illetve az Ír-tengerben élő sárga lepényhalak pozícióját elemeztük.

Módszertani fejlesztéseket végeztünk az ökoszisztémák működése szempontjából kiemelten fontos fajok kvantitatív jellemzésével kapcsolatban. A szociológiában hagyományosan használt illetve a közelmúltban bevezetett gráfelméleti mérőszámok (és szoftverek) ökológiai alkalmazhatóságát vizsgáltuk. A gráfpontok gráfbéli pozíciójának jellemzésére az ökológiában, a szociometriában, a matematikai kémiában, vagy például a tájökológiában használt módszerek érdekesnek tűnő részét összegyűjtöttük és olyan sokoldalú vizsgálatokat végeztünk, ahol a konkrét ökológiai problémák és az adekvát matematikai módszerek illesztését kerestük.

Kutatásaink középpontjában továbbra is az ökológiai rendszerek interspecifikus kölcsönhatási rendszerének topológiai terében kritikus pozíciót betöltő fajok, a topológiai kulcsfajok azonosítása áll. Kidolgoztuk a többfajú, funkcionális természetvédelem egyfajta módszertani hátterét, aminek fő célja a fajközponitú, ritkaságra alapozott természetvédelmi tevékenység funkcionálisabb és hatékonyabb irányba való terelése. Itt a kulcsfajkomplexek kvantitatív vizsgálatának jövőbeli lehetőségét kerestük. Összefüggéseket találtunk a tengeri ökoszisztémák különleges sérülékenysége és tipikus szerkezeti tulajdonságai között. Egyszerű gráfelméleti magyarázatot javasoltunk a szardínia és a perui anchoveta rejtélyes regime shift-jére.

Kutattuk a darázsderék-ökoszisztémák viselkedésének architektúrális kényszerekből fakadó tulajdonságait. Hálózatelméleti vizsgálatokat végeztünk a túlhalászat és a veszélyes tengeri algavirágzások közötti lehetséges kapcsolat jellemzésére. Utóbbi kutatások globális jelentőségűek, mind természetvédelmi, mind gazdasági szempontból. Nemzetközi konferencián plenáris előadásban mutattuk be a javasolt módszertani, fogalmi és szemléletbeli újításainkat. Folyamatosan vizsgáljuk a hálózetelemző módszerek alkalmazási lehetőségeinek kiterjesztését tájökológia és szociobiológia területén.

## ***Megjelent, ill. megjelenés alatt álló publikációk:***

- Báldi, A. és Jordán, F. 2004. Közösségi ökológia: évszázados nehézségek és új utak. Magyar Tudomány, CX: 27-36.
- Jávor, B., Jordán, F. és Török, J. 2004. A feketerigó (*Turdus merula*) táplálékstruktúrájának különbségei egy gyümölcsös és egy erdei habitatban Természetvédelmi Közlemények, 11:501-510.
- Jávor, B., Jordán, F. and Török, J. 2005. A comparative sink web analysis of two birds in two habitats: trophic structure, functionality, aggregation and system-level indication. Community Ecology, 6:13-22.
- Jordán, F. 2003a. Quantifying landscape connectivity: key patches and key corridors. In: Ecosystems and Sustainable Development IV., Tiezzi, E., Brebbia, C.A. and Uso, J.L. (Eds.), WIT Press, Southampton, pp. 883-892.
- Jordán, F. 2003b. Comparability: the key to the applicability of food web research. Applied Ecology and Environmental Research, 1:1-18.
- Jordán, F. 2003c. On the functional trophic height of whiting. Ecological Indicators, 3:223-225.
- Jordán, F. 2005. Hálózatelmélet a tengerek konzervációbiológiájában. In: Jordán, F. (Szerk.),: A DNS-től a Globális Felmelegedésig. A 70 éves Vida Gábor köszöntése. Pp. 157-171. Scientia Kiadó, Budapest.
- Jordán, F. and Scheuring, I. 2002. Searching for keystones in ecological networks. Oikos, **99**: 607-612.
- Jordán, F. and Scheuring, I. 2004. Network ecology: topological constraints on ecosystems dynamics. Physics of Life Reviews, 1:139-172.
- Jordán, F. Kritikus térszerkezeti elemek élőhelyhálózatokban. Magyar Tudomány, nyomdában.
- Jordán, F. Topological constraints on the dynamics of wasp-waist ecosystems. In: Velikova, V. and Dashkalov, G. (Eds.): Regime shifts in aquatic ecosystems. UNESCO Press, in press.
- Jordán, F. Topological key players in communities: the network perspective. In: Tiezzi, E., Brebbia, C. A., Jörgensen, S. and Almorza Gomar, D. (eds.), Ecosystems and Sustainable Development V, WIT Press, Southampton, in press.
- Jordán, F., Báldi, A., Orci, K.M., Rácz I.A. és Varga Z. 2004. Kritikus élőhelyfoltok azonosítási lehetőségei – egy esettanulmány. Természetvédelmi Közlemények, 11:31-38.
- Jordán, F., Liu, W.-C. and Davis, A.J. 2006. Topological keystone species: measures of positional importance in food webs. Oikos, 112:535-546.
- Jordán, F., Liu, W.-C. and van Veen, F.J.F. 2003. Quantifying the importance of species and their interactions in a host-parasitoid community. Community Ecology, 4:79-88.
- Jordán, F., Liu, W.-C. and Wyatt, T. 2005. Topological constraints on the dynamics of wasp-waist ecosystems. Journal of Marine Systems, 57:250-263.
- Jordán, F., Scheuring, I., Molnár, I. 2003. Persistence and flow reliability in simple food webs. Ecological Modelling, **161**:117-124.
- Vasas, V. and Jordán, F. Topological keystone species in ecological interaction networks: considering link quality and non-trophic effects. Ecological Modelling, under revision.